Gedruckt auf Kosten des Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Theoretische Erörterungen betreffend die phylogenetische Ableitung der Echinodermen

Von

Karl Grobben in Wien

w. M. Akad.

(Mit 12 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Juni 1923)

Die eigentümlichen baulichen Verhältnisse des sekundär-radiären Echinodermenkörpers haben begreiflicherweise viele Forscher angeregt, sich eine Vorstellung darüber zu bilden, in welcher Weise dieselben aus einer bilateral-symmetrischen Stammform hervorgegangen sind. Daß für die Echinodermen eine bilateral-symmetrische Stammform anzunehmen ist, das bezeugt die Larvenform, die als *Dipleurula* bezeichnet wird. Desgleichen besteht mit Recht die Annahme, daß die Radiärsymmetrie des Echinodermenkörpers im Zusammenhang mit der späteren Festheftung der Stammform sich herausgebildet hat. Endlich ergibt sich aus den Vorgängen der Ontogenese, daß der strahlige Echinodermenkörper aus einer asymmetrischen linksseitigen Anlage hervorgeht.

Bereits von Metschnikoff wurde ausgesprochen, daß bei dem Übergange der bilateralen Echinodermenlarve in die radiäre Tierform ein stärkeres Wachstum des linken Antimers hervortritt. Übergangsstadien, bei denen das rechte Antimer noch nicht vollständig verdrängt ist, zeigen ein Verhältnis, wie es in der Asymmetrie der Gastropoden oder jener des Abdomens der Paguren stationär ist. »Nur bleibt diese Symmetriestörung bei Echinodermen niemals auf einem solchen Grade stehen, wo die rechte Antimere noch deutlich als eine solche wahrzunehmen ist. Diese wird vielmehr vollkommen durch die andere — linke Antimere verdrängt« (*25*, p. 61). Metschnikoff stützt sich dabei noch auf das gelegentliche abnorme Vorkommen einer fünflappigen Wassergefäßanlage (Hydrocoelanlage) auch an der rechten Körperseite.

In ähnlicher Weise spricht sich Hatschek aus, daß bei den Echinodermen infolge festsitzender Lebensweise die Umbildung der

bilateralen zur pseudoradiären Form vielleicht durch asymmetrische Entwicklung erfolgt ist, wie dies bei festsitzenden Tieren am vorderen Körperende in manchen Fällen beobachtet wird, und führt als Beispiel den asymmetrischen Tentakelapparat von Spirographis an.

Auch Semon leitet die Echinodermen von einer bilateralen Urform ab, die infolge späterer Festsetzung den radiären Bau erworben hat. Nach seiner Ansicht erfolgte die Festsetzung wahrscheinlich auf der Dorsalseite, dem Munde gegenüber. Für die radiäre Stammform nimmt Semon eine von vornherein radiäre Anordnung an, indem sich zunächst wahrscheinlich solide Tentakel in dieser Anordnung um den Mund ausbildeten, in die später Ausstülpungen des Wassergefäßsystems eintraten. (An anderer Stelle [*33*, p. 87] wird die radiäre Gliederung als vom Wassergefäßsystem ausgehend bezeichnet.) Diese zuerst im Tentakelsystem ausgeprägte radiäre Gliederung hat erst allmählich die übrigen Organe des Körpers beeinflußt. Eine solche hypothetische Stammform nennt Semon *Pentactaea* nach dem von ihm als *Pentactula* bezeichneten bilateral-radialen Entwicklungsstadium (zweiten Larvenstadium) in der Ontogenie der Echinodermen, das er für palingenetisch hält und von dem ausgehend er den hypothetischen Stammtypus ableitet.

Semon vernachlässigt bei diesen Aufstellungen die Tatsache, daß der Echinodermenkörper asymmetrisch von der linken Seite der *Dipleurula*-Larve aus angelegt wird. Er bezweifelt die auf Beobachtungen fußende Ansicht Metschnikoff's, daß die Hydrocoelanlage ursprünglich eine bilateral-symmetrische Bildung ist. Semon's theoretische Erörterungen sind erklärlicherweise von seinen Beobachtungen über die Entwicklung von *Synapta* sehr beeinflußt, die gerade für die Ableitung einer hypothetischen Stammform der Echinodermen am wenigsten geeignete Anhaltspunkte liefert.

Später (*34*) änderte Semon seine Ansichten dahin ab, daß er eine Befestigung der Stammform an der rechten Körperseite annahm. Semon beachtet in dieser späteren Abhandlung auch mehr die eigentümliche Lage des sich entwickelnden Echinoderms an der Larve, indem er darauf hinweist, »daß die Körperlängsachse sämtlicher Echinodermen sich beim Übergange vom Dipleurula- ins Pentactulastadium so dreht, daß die rechte Seite der Larve zur Dorsalseite, die linke zur Ventralseite wird.«

Auch Bütschli hat sich mit dem Problem der Ableitung des eigentümlichen Strahlenbaues der Echinodermen befaßt. Er leitet gleichfalls die Echinodermen von bilateralen Formen ab, bei denen eine überwiegende Entwicklung der linken Seitenhälfte unter teilweiser oder völliger Verkümmerung der rechten eingetreten ist, und erblickt in der festsitzenden Lebensweise der Ausgangsformen die Ursache der Radiärsymmetrie. Bütschli wird dazu geführt, eine Festheftung der bilateralen Ausgangsform mit der rechten Seite anzunehmen, da damit ein vorwiegend linksseitiges Auswachsen unter Rückbildung der rechten Seite verständlich wird. Bütschli geht

von einer schematisierten Urform mit symmetrisch entwickeltem, in gleicher Ausdehnung in die Vorder- und Hinterhälfte des Körpers sich erstreckendem Ambulakralsystem, dem eine gleichmäßige Verteilung der ursprünglichen zehn Tentakel im ganzen Umkreis der Ausgangsform entsprach, und weiter von der Annahme aus, daß eine solche Urform sich mit der rechten Seite festgeheftet hat, indem dabei zunächst die Tentakel der rechten Seite zur Fixierung dienten und das Tier unter Rückbildung dieser Tentakel sowie des rechten Hydrocoels festgewachsen sei. Unter gewissen weiteren Voraussetzungen und Annahmen gelangt Bütschli auf geometrisch-konstruktivem Wege zu einer echinodermenartigen Tierform.

Viel zutreffender ist Lang's Vorstellung von der phylogenetischen Entstehung des Echinodermenbaues. Lang kommt gleichfalls zu dem Schlusse, daß die Echinodermen von bilateralen Stammformen abzuleiten seien und die spätere Festsetzung Ursache des Radiärbaues ist. Lang berücksichtigt auch die asymmetrische Anlage des jungen Echinodermenkörpers. Von der Entwicklung von *Antedon* ausgehend gelangt er zu der Annahme, daß die Festheftung in der Stammesentwicklung mit der Bauchseite des vorderen Körperendes, und zwar rechts vorn erfolgte. Der Mund wanderte nun von der Ventralseite nach links auf die der Anheftungsstelle gegenüberliegende Oberseite. Dadurch wurde der linke vordere Coelomsack (Anlage des Hydrocoels) hufeisenförmig eingebuchtet. Im Umkreise des Mundes bildeten sich fünf Tentakel mit entsprechenden Ausstülpungen des linken vorderen Coelomsackes aus als Organe der Nahrungszufuhr (analog den Tentakeln und Tentakelträgern von Bryozoen, *Cephalodiscus*), womit der erste Anstoß für die Ausbildung des radiären Baues gegeben war. Das hufeisenförmige Hydrocoel schloß sich zum Ringkanal. Die rechte vordere Körperseite, die zum Anheften verwendet wurde, konnte sich nun zu einem Stiel ausziehen. Der rechte vordere Coelomsack, der in der Region der Befestigungsstelle lag, verlor seine Ausmündung und atrophierte. Der Körper entfaltete sich nun vornehmlich in der Mund- und Tentakelregion. Der Hinterkörper mit dem fast endständigen After bildete anfangs einen seitlich ausgebuchteten Buckel, der allmählich zurücktrat. Mit diesen Veränderungen umwuchs der linke hintere Coelomsack den Oesophagus und wurde zum oralen Coelom, der rechte Coelomsack unter gleicher Lageveränderung zum aboralen. Damit war ein der *Pentactaea* entsprechendes Stadium erreicht.

Haeckel schließt sich im wesentlichen der sogenannten *Pentactaea*-Theorie Semon's an. Doch trägt Haeckel der Asymmetrie der beiden Antimeren in der Ontogenie der Echinodermen Rechnung. Er nimmt mit Rücksicht auf diese eine Festsetzung der Stammform mit der rechten Körperseite an, und zwar erscheint ihm die ontogenetischen Tatsachen am einfachsten die Annahme zu erklären, »daß die älteste Anheftungsstelle auf der rechten Seite

der Rückenfläche lag, nahe dem Mesenterium, entweder mehr vorn (präoral) oder mehr in der Mitte (notoporal).« Haeckel stellt es als möglich hin, daß die Anheftung am rechten Notoporus, der Öffnung des rechten Hydrocoels, stattfand und hält es für denkbar, daß dabei das von dieser Drüse ausgeschiedene Exkret als Klebemittel benutzt wurde, womit sich die Tatsache erklären würde, daß das rechte Hydrocoel bei den Larven rudimentär ist, beziehungsweise nicht mehr zur Anlage kommt.

Bury nimmt einen der *Pentactaea* von Semon sehr ähnlichen bilateralen Vorläufer der Echinodermen an, der aber nicht festsitzend, sondern frei beweglich war, mit ventraler Mundöffnung, die von fünf der Lokomotion dienenden Fühlern umstellt gewesen ist, welche von dem den Oesophagus umkreisenden Hydrocoelring aus mit Gefäßen versorgt und wahrscheinlich von einem Atrium umgeben wurden. Ein rechtes vorderes Enterocoel war wahrscheinlich bereits rückgebildet. Die radiäre Form wird durch Verschiebung des Oesophagus und Hydrocoels an die linke Seite des Tieres eingeleitet. Die fernere Ausbildung der Radiärsymmetrie ging von der Weiterentwicklung des Hydrocoelsystems aus. Es ist eben nicht unwahrscheinlich, daß die Festsetzung der Pelmatozoen erst nach Ausbildung der Radiärsymmetrie erfolgt ist. Für die *Eleutherozoa* ist keine festsitzende Stammform anzunehmen.

Mac Bride geht bei der Ableitung der Echinodermen gleichfalls von einem freibeweglichen bilateral-symmetrischen Formzustand wie die *Dipleurula* aus. Zwischen diesem Zustande und dem späteren befestigten war ein kriechender Zustand eingeschoben. Schon für den freibeweglichen Formzustand nimmt Mac Bride, wie aus seinem Schema einer solchen Stammform (*23*, Fig. 157) hervorgeht, den Besitz von Tentakeln an. Nach der Festheftung schlagen nun *Antedon* und *Asterina* eine verschiedene Entwicklung ein, indem bei ersterem der Mund nach aufwärts gerichtet, bei letzterer dagegen der Körper nach abwärts eingebogen wurde.

In sehr eingehender Weise entwickelt Bather seine Vorstellungen in dieser Frage. Bather geht von einer der *Dipleurula*-Larve ähnlichen Vorfahrenform aus, mit apikaler Scheitelplatte, ventralem Mund und hinten oder mehr ventral gelegenem After. Es sind zwei Coelomsackpaare vorhanden, ein vorderes mit Porus und einem hinteren Anhang, dem Hydrocoel, und ein hinteres rechts und links vom Darm gelegenes Coelomsackpaar. Die Oberfläche des Körpers dürfte ganz bewimpert gewesen sein. Die Radiärsymmetrie ist die Folge späterer festsitzender Lebensweise. Die Festsetzung erfolgte mit dem Vorderende des Körpers, anscheinend etwas mehr gegen die rechte Seite, mit Rücksicht auf das weitere Vorwiegen der linksseitigen Bildungen auf Kosten der rechtsseitigen. Worauf bereits Mac Bride hinwies, zeigen nun *Antedon* und *Asterina* bei der Metamorphose verschiedene Wege. In der Phylogenese der Pelmatozoen erfolgte eine Verlagerung des Mundes,

zugleich des linken Hydrocoels und der Madreporenöffnung gegen den freien Pol des Körpers, während das rechte Hydrocoel atrophierte. Der vordere Teil des linken vorderen Coelomsackes verlängerte sich zum Parietalkanal. Der Darm erfuhr eine Windung nach rechts. Das linke Hydrocoel wurde vom Oesophagus hufeisenförmig eingebogen. Die hinteren Coelomsäcke nahmen gleichfalls Hufeisenform an und gelangten in eine horizontale Lage. Erst nach der Festsetzung trat Tentakelbildung auf. In der Phylogenese der übrigen Echinodermen hingegen erfahren nach Bather's Ansicht die Organe der *Pentactaea* nicht die vollständige Verlagerung und Torsion wie bei den Crinoiden. Doch sind noch Spuren davon in der stärkeren Ausbildung der linken Coelomsäcke zu sehen. Nach Bather hat sich in der Ausbildung des Asteroidentypus der Körper nach der Festsetzung derart eingekrümmt, daß der Mund nach der Ventralseite gekehrt wurde, während After und Hydroporus an der freien Oberfläche blieben. In der Ontogenie der Asteroideen sind die Zwischenstadien, die für die Phylogenie anzunehmen sind, unterdrückt, doch die eigentümliche Lagerung der Organe auf jene zurückzuführen. Die weitere Einkrümmung des Körpers ist Ursache für die Umwachsung des Befestigungsstieles seitens des Hydrocoels, wodurch der Ursprung des Befestigungsstieles von der Oralfläche gegenüber seinem Ursprunge von der Aboralfläche wie bei Crinoiden vorgetäuscht wird. Die Eigentümlichkeiten in der Entwicklung der Holothurien sind nach Bather vielleicht ihrer in vieler Beziehung eingetretenen Rückkehr vom Pelmatozoenzustand zur *Dipleurula* zuzuschreiben. So kam der Mund wieder an das eine Ende des Körpers, der After an das andere zu liegen. Mit dem Munde hat der Madreporit eine Verlagerung in gleicher Richtung erfahren. Die baulichen Verhältnisse zeigen an, daß der Mund, das Hydrocoel und die benachbarten Organe sich nach vorn gegen die praeorale Region der Larve verschoben haben. Man ist zu der Annahme gezwungen, daß die Larvenentwicklung der Holothurien äußerst zusammengezogen ist.

Nach Mastermann's Annahme war die bilaterale Vorfahrenform der Echinodermen mit Cilienbändern zum Zwecke der Nahrungsaufnahme versehen und kann mit *Balanoglossus* direkt verglichen werden. Zwischen die Zeit der freischwimmenden Lebensweise und der späteren Festheftung ist eine Periode anzunehmen, in welcher der Organismus vom pelagischen Leben zum Leben am Meeresgrunde übergegangen ist und die Gewohnheit angenommen hat, mit der rechten Seite auf dem Meeresboden zu liegen. Dabei verschob sich der Mund auf die freie linke Seite und nun erst traten Tentakel im Umkreise des Mundes auf. In dieser Zeit bildete sich die linksseitige Asymmetrie aus. Die Festheftung mittels des präoralen Lappens führte dann zur Radiärsymmetrie, worauf Mund und Hydrocoel längs der linken Seite an das Hinterende (wie bei *Antedon*) wanderten. Die Asteriden wiederholen aber in der Ontogenie nicht den letztgenannten Vorgang.

Grave hinwieder nimmt für die freie Urform der Echinodermen den Besitz von fünf Wimperreifen an; von diesen gehen bei dem Übergange in die festsitzende Lebensweise die beiden vorderen verloren, die drei hinteren werden zu sechs radiären Streifen für die Nahrungszufuhr. Nun entwickeln sich zwischen den Wimperstreifen die Tentakel mit Ausnahme des vorderen Zwischenraumes, in dem die Madreporenöffnung liegt. An dieser Stelle hat sich kein sechster Tentakel ausgebildet. Auf diese Weise ist der fünfstrahlige Bau des Echinodermenkörpers enstanden. Grave hält es nicht für wahrscheinlich, daß schon bei der freischwimmenden bilateralen Larvenform Tentakel vorhanden waren, sondern erst zur Zeit der festsitzenden Lebensweise entstanden sind.

Ed. Meyer, der sich vornehmlich mit der Frage über die ersten Anfänge des Hydrocoelapparates der Echinodermen und der Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren befaßt, schließt sich gegenüber Semon der Ansicht von Bütschli und Mac Bride an, daß schon die bilaterale Vorfahrenform der Echinodermen Tentakel besessen haben muß. Den Ahnen der Echinodermen kam wahrscheinlich ursprünglich in der Nähe des noch ventral gelegenen Mundes ein Paar präoraler Kopftentakel zu, die sich später vervielfältigten und zugleich mit dem Munde nach vorn verschoben wurden. Nach dem *Pentactula*-Stadium zu schließen, werden bei der bilateralen Urform zehn in zwei gleichen Gruppen angeordnete Tentakel vorhanden gewesen sein. Die Festsetzung der Stammform erfolgte unter Zuhilfenahme der Tentakel der rechten Seite, wie dies auch Bütschli annahm.

Sehr eingehend hat K. Heider (*14*) die Vorgänge in der Entwicklung der Echinodermen analysiert und, gleich Lang und Bather sich an die Tatsachen der Ontogenie haltend, das Bild, das er sich von den Verschiebungen der Anlagen macht, in die Form phylogenetischer Betrachtung gekleidet. Heider unterscheidet in der Metamorphose der Echinodermen vier Stufen. Die erste Stufe wird entsprechend den Larvenformen durch die bilateral-symmetrische Ausgangsform repräsentiert, die sich Heider als *Rhabdopleura*- oder *Cephalodiscus*-ähnliches Wesen vorstellt, mit zwei Lophophorarmen und einem vorderen und hinteren Saugnapf ausgestattet. Der Darm mündete ventral vor dem hinteren Saugnapf. Coelomsäcke waren in drei Paaren vorhanden, von denen Heider den vordersten als Axocoel, den hintersten als Somatocoel bezeichnet; zwischen beiden liegt das Hydrocoel, welches durch einen Kanal (Steinkanal) mit dem Axocoel zusammenhängt, das seinerseits durch eine Pforte (Primärporus der Madreporenplatte) nach außen mündet. Die zweite Stufe ist die asymmetrische, in welcher die Organanlagen der linken Seite eine stärkere Entwicklung erfahren. Die dritte Stufe bezeichnet Heider als sekundäre Symmetrisation. Sie ist charakterisiert durch Rückwanderung (Torsion Heider) des Mundes und des gesamten Eingeweidekomplexes von links nach der Ventralseite zurück, so daß nun die Medianebene

des Echinoderms mit der ursprünglichen Medianebene der Larve zusammenfällt. Die vierte Stufe ist eine Drehung des Echinodermenkörpers um eine transversale Achse, und zwar bei den *Pelmatozoa* gegen das Hinterende (Elevation Heider), bei den *Eleutherozoa* (Asteriden) eine Drehung nach vorn (Flexion Heider). Nun tritt noch eine dritte Bewegungsform hinzu, die Heider als Rotation bezeichnet, durch welche die Organanlagen in ihre definitive, also fünfstrahlige Anordnung gelangen.

In späteren Darstellungen (*15*, *16*) hat sich Heider in der speziellen Ausgestaltung der Stammform enger an Bather angeschlossen.

Die beobachtete Tatsache, daß eine Seesternlarve mit doppeltem (rechten und linken) Hydrocoel die vollständige Metamorphose durchmachen kann und sich als lebensfähig erweist, läßt Gemmill (*9*, p. 73) auf die Möglichkeit schließen, daß es in früheren geologischen Zeiten freie bilateral-symmetrische Protoechinodermen mit einer rechten und linken Gruppe von Ernährungsfurchen (Ambulakralfurchen) gegeben hat.

J. und S. Runnström nehmen eine Festheftung der *Dipleurula* mit dem hinteren Körperpole und den anfänglichen Besitz von wahrscheinlich nur zwei gefiederten Tentakeln an. Von dieser festgehefteten asymmetrischen Stammform lassen sie einerseits die *Pelmatozoa*, andrerseits die *Eleutherozoa* ausstrahlen. Sie sind der Ansicht, daß es unnötig sei, für die Entwicklung der *Eleutherozoa* den komplizierten Umweg über die *Pelmatozoa* anzunehmen. Bei *Antedon* erfolgt zwar in der Ontogenie die Festsetzung mit dem vorderen Teil der Larve. Doch bezweifeln Runnströms, ob diese Weise der Festheftung für alle Pelmatozoen zutreffe und halten es für unmöglich, die ontogenetische Entwicklung, wie sie *Antedon* zeigt, als primitiv anzusehen. Bei einer Beziehung der Pelmatozoen auf die Stammform mit hinterer Festheftung ergibt sich zufolge der Festsetzung mit dem vorderen Ende, die Runnströms offenbar als sekundär erfolgt ansehen, eine Verschiebung der oralen Teile entlang der Ventralseite nach hinten.

Mortensen schließt sich vollständig den Ansichten von Bather über die Phylogenie der Echinodermen an.

Der in neuester Zeit vertretenen Ansicht von Boas und Plate, daß die Echinodermen auf festsitzende radiärgebaute Coelenteraten, nach Plate auf anthozoenartige Formen zurückzuführen und die Eigentümlichkeiten der bilateralen Larvenform der Echinodermen als sekundär anzusehen sind, stehen die ontogenetischen Tatsachen entgegen.

Wenn ich nunmehr zur Darlegung der Vorstellungen übergehe, die ich mir selbst über das Aussehen einer Ausgangsform für die Echinodermen gebildet habe, so möchte ich vorausschicken,

daß die Ausarbeitung dieser Vorstellungen wie bei K. Heider aus dem Bedürfnisse hervorgegangen ist, in meinem Kolleg über Echinodermen die Eigentümlichkeiten in der Anlage des Echinodermenkörpers durch ein tunlichst anschauliches Bild einer hypothetischen Stammform verständlich zu machen. Inwieweit meine Vorstellungen diesbezüglich mit den von früheren Autoren geäußerten Ansichten übereinstimmen, ergibt die vorausgehende Literaturübersicht. Im wesentlichen schließe ich mich den Ansichten von Lang, Bather und K. Heider an.

Daß die Stammformen der Echinodermen Bilateraltiere waren, dies zeigen die *Dipleurula*-Larven und die Organismen der heutigen Tierwelt, mit denen die Echinodermen allein in Beziehung gebracht werden können, die *Pterobranchier*. Desgleichen kann, wie auch durch die paläontologischen Funde bestätigt wird, als feststehend angenommen werden, daß festsitzende Lebensweise zur Ausbildung des radiär-symmetrischen Baues der Echinodermen geführt hat.

Es gibt eine Tierform, aus deren Bau sich ein Bild der hypothetischen Stammform der Echinodermen am natürlichsten gewinnen läßt und das ist *Cephalodiscus*. In seiner speziellen Ausbildung kann *Cephalodiscus* allerdings nicht durchaus eine Stammform der Echinodermen vorstellen, hilft aber wesentlich, das Bild einer solchen auszubauen.

Die Ontogenie der Echinodermen gestattet zunächst den Schluß, daß der *Cephalodiscus*-ähnlichen Ausgangsform eine freischwimmende Urform vorangegangen ist, die im wesentlichen die Form und den Bau der *Dipleurula*-Larve besaß. Aus dieser ist dann die festsitzende *Cephalodiscus*-ähnliche Ausgangsform hervorgegangen.

Cephalodiscus (vgl. Fig. 1 und 2) lebt in Röhren, ist aber innerhalb der Röhre frei beweglich. Die Ortsveränderung erfolgt durch Festheften mittels der drüsigen Vorderfläche der Kopfscheibe und des an der Ventralseite nahe dem Hinterende entspringenden kurzen Stieles (*f*). An dem bilateral-symmetrischen Körper sind drei Abschnitte zu unterscheiden. Die Kopfscheibe (*m*) bildet den ersten Körperabschnitt (Prosoma), dem zweiten (Mesosoma) gehören die Mundöffnung (*o*) und ein Tentakelapparat (*t*) an, der sich jederseits aus fünf bis acht, mit zahlreichen Tentakelchen besetzten Armen (Lophophorarmen) aufbaut. Der dritte, umfangreichste Körperabschnitt (Metasoma) ist nach hinten sackförmig ausgebaucht und enthält den U-förmig gebogenen Darm (*d*), sowie die Genitalorgane; an ihm liegen die Afteröffnung und die Genitalöffnungen, weit nach vorn dorsal verschoben. Jedem Körperabschnitte entspricht ein besonderer Coelomteil. Der erste ist der Kopfscheibenregion angehörig; er ist bei *Cephalodiscus* unpaar und mündet durch zwei Poren (Pforten) nach außen. Er entspricht dem Axocoel der Echinodermen. Der zweite paarige (dem Hydrocoel der Echinodermen homologe) durch je einen Porus (Pforte) ausmündende Coelomsack (hy, hy_1)

entsendet einerseits in die Seitenlippen Fortsätze, die den Oesophagus vollständig umschließen, andrerseits Fortsätze in den Tentakelapparat, so daß die Arme wie die Ambulakraltentakel, beziehungsweise Ambulakralfüßchen der Echinodermen aufgebaut sind. Der dritte Coelomteil, die beiden Somatocoelsäcke (*so*, $so_{\prime}$) liegen rechts und links vom Darm.

Bei der Entwicklung der Vorstellung einer hypothetischen Stammform der Echinodermen werden die ontogenetischen Vorgänge in erster Linie von *Antedon*, dann aber von Asteriden von Bedeutung sein, unter denen zum Beispiel die Larve von *Asterina gibbosa* nach Mac Bride, bei *Asterias rubens* nach Gemmill, während der Metamorphose mittels eines stielförmigen Fortsatzes befestigt ist, den Mac Bride mit dem Stiel der Jugendform von *Antedon* als morphologisch gleichwertig bezeichnet.

Aus der Ontogenie der Echinodermen ergibt sich nun, daß auch hier drei Körperabschnitte unterschieden werden können (vgl. Fig. 5, 6), die durch drei Coelomabschnitte, das Axocoel (*ax*, $ax_{\prime}$), Hydrocoel (*hy*, $hy_{\prime}$) und das Somatocoel (*so*, $so_{\prime}$) bezeichnet sind. Die Coelomsäcke sind bis auf das Axocoel paarig angelegt gewesen. In der Ontogenie der Echinodermen erscheinen aber Axocoel und Hydrocoel in der Regel unpaar und nur linkerseits, während das Somatocoel stets paarig vorhanden ist. Das Hydrocoel mündet durch einen Kanal (Steinkanal, vgl. Fig. 5 *st*) in das Axocoel und dieses durch eine Pforte (Hydroporus, Fig. 6 *p*) nach außen.

Es entsteht nun zunächst die Frage, an welcher Stelle der Stammform die Festheftung erfolgte. Die Ansichten gehen diesbezüglich auseinander. Während ein Teil der Autoren die Festheftung mit der Ventralseite des Vorderendes des Körpers, einige mit der Rückenseite annehmen, sind andere der Ansicht, daß mit Rücksicht auf die linksseitige Anlage des Echinodermenkörpers die Festheftung an der rechten Seite des Vorderendes erfolgte. Bütschli und Meyer nehmen Festheftung mittels der rechtseitigen Tentakel der hypothetischen Stammform, J. und S. Runnström sogar mit dem hinteren Körperpole an.

Es läßt sich genügend erweisen, daß, wie auch Heider annimmt, die Befestigung mit der Ventralseite des Vorderendes, also median erfolgte. Es zeigt dies die vollständig mediane Lage der Festheftungsgrube bei der *Antedon*-Larve. Gleiches läßt sich von *Cephalodiscus* ableiten. Die drüsige Fläche der Kopfscheibe ist das Organ, auf welches die Festheftungsgrube der *Antedon*-Larve zurückzuführen ist. Sie dient gleichfalls zur — bei *Cephalodiscus* allerdings nur vorübergehenden — Befestigung, sie hat die gleiche Lage vor dem Munde (Mundbucht der *Antedon*-Larve) und ventral vom Scheitelpole sowohl bei der *Antedon*-Larve als bei *Cephalodiscus*. Für letztgenannte Form erhellt dies aus dem sonst noch mangelhaft bekannten Larvenstadium, welches ein apikales Scheitelorgan und ventral davon die drüsige Anlage der Kopfscheibe zeigt. Aus

diesem Larvenstadium geht hervor, daß der Apex bei *Cephalodiscus* dorsal von der Drüsenscheibe, vielleicht am Vorderrande der Kopfscheibe, zu suchen ist. Doch möchte ich ausdrücklich beifügen, daß ich bei dem apikalen Scheitelorgane nicht an das dem zweiten Körperabschnitte zugehörige Zentralnervensystem des ausgebildeten Tieres denke. Von Schepotieff und Braem wurde das Scheitelorgan der Larve von *Cephalodiscus* mit der Gehirnregion des ausgebildeten Tieres homologisiert. Das Scheitelorgan der *Cephalodiscus*-Larve entspricht jedoch der Scheitelplatte der Larve von *Balanoglossus*, die auch hier nicht zum Nervenzentrum der ausgewachsenen Form wird.

Die zweite Frage betrifft die Form des Tentakelapparates, die als wichtiges Organ für die Stammform zweifellos anzunehmen ist.

Manche Forscher (so Haeckel, Bather, Heider) nehmen für die Stammform einen Tentakelapparat wie bei *Rhabdopleura* an, also jederseits einen Lophophorarm, und zwar in Hinblick auf gewisse mit nur zwei Armen ausgestattete Cystoideen. Wenn vorausgesetzt werden kann und muß, daß für diese phylogenetisch alte Echinodermengruppe gleichfalls eine asymmetrische Anlage wie bei allen heute lebenden Echinodermen vorhanden war, so müßten die beiden Arme der zweiarmigen Cystoideen der linken Körperseite angehört haben. Heider hat dies richtig empfunden und die Vorstellung entwickelt, daß der rechte Lophophorarm nach links hinüberwanderte und an das linke Hydrocoel angeschlossen wurde, während das rechte Hydrocoel sich rückbildete. Diesen Vorgang versucht Heider durch die Annahme verständlich zu machen, daß die beiderseitigen Hydrocoele zu einem Ring verschmolzen und dadurch eine Überwanderung des rechten Lophophorarmes in den Bereich des linken Hydrocoels ermöglicht erscheint. Es könnten ohne die Annahme einer solchen Überwanderung die nur einen Arm aufweisenden Cystoideen (*Dendrocystis*) von einer zweiarmigen Stammform abgeleitet werden.

Um zur Pentamerie zu gelangen, hat Bather unter Hinweis auf paläontologische Befunde als wahrscheinlich angesehen, und Heider tritt ihm bei, daß zunächst ein dritter unpaarer Arm zur Entwicklung kam und die Fünfzahl der Arme durch dichotomische Spaltung der ersten paarigen Arme erreicht wurde.

Rücksichtlich der Gestaltung des Tentakelapparates der hypothetischen Ausgangsform der Echinodermen möchte ich wieder auf *Cephalodiscus* zurückgehen. Die *Cephalodiscus*-Arten besitzen fünf bis acht (meist fünf bis sechs) Arme (Lophophorarme) jederseits. Um zu dem fünfstrahligen Echinodermenkörper zu gelangen, wäre ein Tentakelapparat von jederseits fünf Armen, Hydrocoeltentakeln, wie ich die Arme weiter nennen will, anzunehmen, wie es zuerst Bütschli für seine schematische Ausgangsform tat.

Für diese Annahme spricht, daß in der Entwicklung mancher Echinodermen gelegentlich ein rechtes Hydrocoel nicht nur angelegt wird, sondern auch fünf Ausstülpungen gleich dem linken Hydrocoel bildet. Solche Fälle sind von Joh. Müller bei einer Ophiurenlarve (*Pluteus paradoxus*), von Metschnikoff bei *Amphiura squamata* und einer *Asteracanthion*-Larve, von Mac Bride bei *Asterina gibbosa* und Larven von *Ophiothrix fragilis*, von Gemmill bei Larven von *Porania pulvillus* und *Asterias rubens* beobachtet worden. Hieran schließen sich die Vorkommen von Anlagen von zwei »Seeigelscheiben«, einer linken und einer rechten, bei Echinoplutei, die von Metschnikoff bei einem Spatangidenpluteus, von Mac Bride bei Plutei von *Echinus miliaris* und *E. esculentus* beschrieben wurden. Entsprechend der weiteren Entwicklung von zwei Hydrocoelsäcken werden nach Beobachtungen von Gemmill bei Larven von *Porania pulvillus* und *Asterias rubens* auch zwei Gruppen von aboralen Armanlagen (wobei Armanlage I immer fehlt) gebildet. Von besonderem Interesse sind dabei die Beobachtungen von Gemmill über die Metamorphose von Larven von *Asterias rubens* mit doppeltem (rechts und links) symmetrischem oder asymmetrischem Hydrocoel, die selten in der Natur, in der Hauptmenge in Kulturen vorkommen. Nach der Metamorphose entwickeln sich dann Sterne mit zehn Strahlen und im ersteren Falle mit gleich ausgebildeten Armen (aborale Armanlage I nicht entwickelt) oder bei asymmetrischer Ausbildung des Hydrocoels mit fünf größeren Armen (I davon nicht voll ausgebildet) entsprechend den fünf Ausstülpungen des linken Hydrocoels und einem rudimentären Armanlagenkomplex rechterseits mit fünf Ausstülpungen des rechten Hydrocoels, wie es schön Fig. 9 von Gemmill (*9*) zeigt. In beiden Fällen bleiben die beiden Hydrocoelhalbringe getrennt, auch sind zwei Axialsinus vorhanden. Immer ist bei asymmetrischer Entwicklung von zwei Hydrocoelsäckchen das rechte Hydrocoel das kleinere und entwickelt auch nicht immer alle fünf Ausstülpungen. Endlich wäre die Angabe Masterman's anzuführen, daß er bei *Cribrella oculata* enantiomorphe Larven gefunden habe, d. h. Larven, bei denen gegenüber dem normalen Verhalten nicht die linksseitige, sondern eine rechtsseitige Anlage des Echinodermenkörpers erfolgte, damit also nur das rechtsseitige Hydrocoel entwickelt wird, was von großem Interesse wäre. Doch sind Gemmill bei demselben Seestern niemals solche Larven untergekommen.

Alle diese Vorkommnisse lassen erkennen, daß das rechte Hydrocoel die gleiche Entwicklungsmöglichkeit besitzt wie das linke. Sie lassen sich am einfachsten als Erbstücke der symmetrischen Stammform verstehen.

Was den dritten Abschnitt des Körpers betrifft, so dürfte er bei der hypothetischen Ausgangsform der Echinodermen (Fig. 1), wie bei *Cephalodiscus* mittels eines ventralen hinteren Stieles (*f*) befestigt gewesen sein. Mindestens ist eine sedentäre Lebensweise

für die Stammform anzunehmen, worauf der Tentakelapparat hinweist. Mit der späteren dauernden Befestigung des Körpers aber vermittels der am Vorderende gelegenen Kopfscheibe hat sich der hintere Stiel, bei *Cephalodiscus* wohl ein Stolorest stockbildender Vorfahren (wie z. B. bei *Rhabdopleura*), rückgebildet, so daß für die weitere Ableitung des Echinodermenbaues das Fehlen des Stieles anzunehmen ist (Fig. 2). Das Tier hing nun mit dem Eingeweidesack nach abwärts. Der After dieser bereits des hinteren Stieles entbehrenden Stammform lag wahrscheinlich vor der

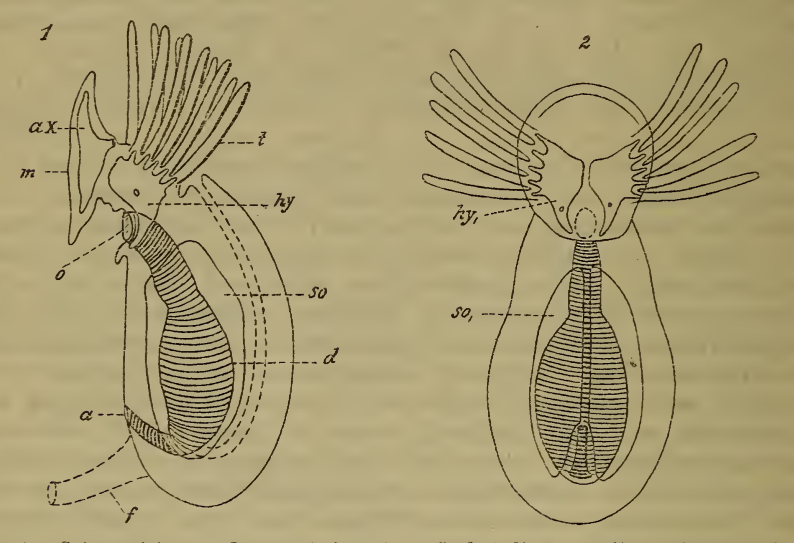


Fig. 1. Schematisierter Längsschnitt der *Cephalodiscus*-artigen Ausgangsform (*Cephalodiscus* nachgebildet), linke Seitenansicht. Der der Stammform fehlende hintere Befestigungsstiel und der nach vorn verlaufende Enddarm von *Cephalodiscus* sind durch punktierte Linien angegeben. Der Enddarm, wie für die hypothetische Stammform angenommen, eingezeichnet.

Fig. 2. Ventralansicht der *Cephalodiscus*-artigen Stammform.

Ursprungsstelle des früher vorhandenen Stieles, da nach der Angabe von Schepotieff bei der *Cephalodiscus*-Larve der Darm nur mit seinem Hinterende (meiner Ansicht nach wahrscheinlich die Einstülpungsstelle des Entoderms) vor dem Saugnapf (Anlage der hinteren Befestigungsstelle) mit der Körperwand in Berührung ist. Auch Heider verlegt die Analöffnung der bilateral-symmetrischen Ausgangsform an die Ventralseite vor den Stiel. Die Coelomsäcke waren symmetrisch entwickelt. Das unpaare Axocoel mündete durch zwei Poren (Pforten) nach außen; in dasselbe öffneten sich durch je einen Kanal (Steinkanal) die dem Mundabschnitte angehörigen Hydrocoele. Die Somatocoelsäcke nahmen die Seiten des Eingeweidesackes ein.

Wenn wir nunmehr die Ableitung des Echinodermenkörpers aus der angenommenen Stammform versuchen, müssen wir den Vorgängen bei der Metamorphose der rezenten Echinodermen folgend nach eingetretener Festheftung der Stammform mittels der vorderen Drüsenscheibe eine Verschiebung des Mundes und Tentakelapparates nach links und damit im Zusammenhange eine asymmetrische Ausbildung des Tentakelapparates annehmen (Fig. 3, 4). Die Verschiebung dieser Organe der Nahrungsaufnahme von der Befestigungsstelle weg gegen das freie Ende des Körpers ergibt sich als Folge der Festheftung. Die Verlagerung des Mundes nach der Seite läßt sich verstehen, wenn man die durch die große Ausdehnung der Kopfscheibe verdeckte Lage des Mundes bei der Stammform wie *Cephalodiscus* in Betracht zieht.

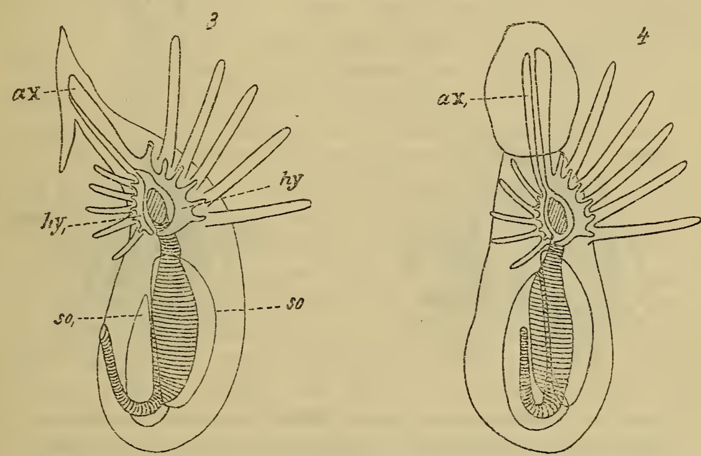


Fig. 3. Erstes hypothetisches phylogenetisches Entwicklungsstadium mit beginnender Asymmetrie, von links gesehen.

Fig. 4. Dasselbe in der Ventralansicht.

Dafür, daß die linke Seite des Körpers bevorzugt wurde, läßt sich ebensowenig ein besonderer Grund in den Organisationsverhältnissen finden wie für die Rechtsdrehung des Pallialkomplexes und die Entwicklung einer dieser entsprechenden Asymmetrie bei den Gastropoden.

Bei der Verlagerung des Mundes nach links-ventral ist auch die linksseitige Gruppe von fünf Hydrocoeltentakeln gegenüber der rechtsseitigen in eine freiere günstigere Lage gekommen und hat sich auf Kosten der rechtsseitigen Tentakelgruppe, die vielleicht durch die große Kopfscheibe in ihrer Entwicklung behindert war, kräftiger ausgebildet. Sie wird infolge davon jetzt einen größeren Abschnitt des Mundumfanges einnehmen, wobei auch das linksseitige Hydrocoel (*hy*) sich hufeisenförmig vergrößert hat. Mit dem Zurückbleiben der rechten Tentakelgruppe geht eine entsprechende Verkleinerung des rechten Hydrocoels (*hy,*) und jetzt abgetrennten

Axocoelteiles (ax_{l}) einher. Bei dieser Verschiebung von Mund und Tentakelapparat nach links hat gleichzeitig die Dorsalseite des Körpers eine Verschiebung nach rechts erfahren, wobei der Darm eine etwas schräge Lage von vorn links nach rechts hinten einnahm und die Afteröffnung weiter nach vorn sich verschob. Desgleichen werden die Somatocoelsäcke eine Lageverschiebung in gleichem Sinne mitmachen, so daß das linke Somatocoel (*so*) mehr nach vorn, das rechte (so_{l}) nach hinten verschoben erscheint.

In einem folgenden hypothetischen sich an die tatsächlichen Entwicklungsvorgänge der heute lebenden Asteriden und von

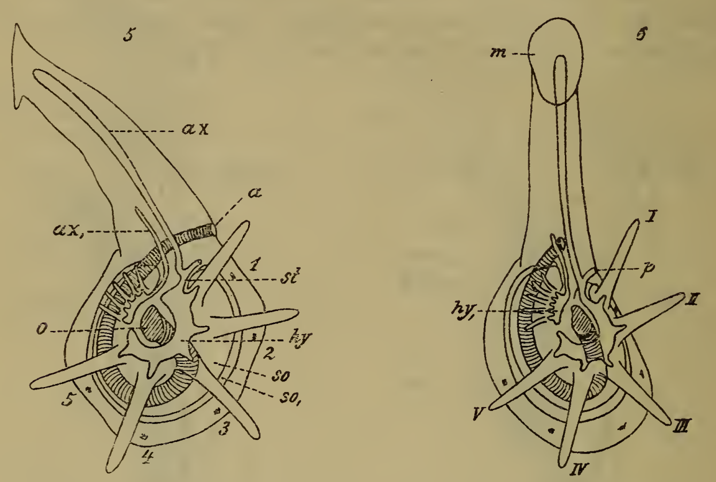


Fig. 5. Zweites hypothetisches phylogenetisches Entwicklungsstadium mit rechtsseitig bereits rudimentärem Tentakelkomplex, von links gesehen.

Fig. 6. Dasselbe in Ventralansicht.

In beiden Figuren ist die fünfstrahlige Anlage des apikalen (antiambulakralen) Organkomplexes durch eine angedeutete Skelettplatte bezeichnet.

Antedon anlehnenden phylogenetischen Stadium (Fig. 5, 6) erscheinen Mund und Tentakelapparat weiter auf den herabhängenden Eingeweidesack gegen das freie Ende des Körpers verschoben. Damit ist eine Verlängerung des ersten Körperabschnittes zu einem Stiel erfolgt. Auch die Verkleinerung der Kopfscheibe (*m*) zur Festheftungsgrube (wie bei der *Antedon*-Larve) ist damit gleichzeitig eingetreten, wozu bemerkt werden muß, daß nicht die ganze Vorderfläche der Kopfscheibe von *Cephalodiscus* mit Drüsenzellen besetzt ist, sondern das Drüsenfeld nur die Mitte der Vorderfläche einnimmt, die Ausdehnung der Festheftungsgrube wie bei *Antedon* etwa durch den Umfang dieses Drüsenfeldes gegeben ist. Durch die stärkere Entwicklung der linken Körperseite ist eine weitere Vergrößerung der linken Tentakelgruppe erfolgt, neben welcher noch Reste der rechten Tentakelgruppe wahrscheinlich vorhanden

waren. Das linke Hydrocoel (*hy*) umgibt nun zwei Drittel des Mundumfanges. Das linke Axocoel (*ax*) verlängert sich kanalartig in den Stiel. Rechtes Hydrocoel und Axocoel sind in Rückbildung.

Hat auf diese Weise der ventrale Organkomplex der Nahrungsaufnahme, der die Anlage des oralen Teiles des Echinoderms bildet, eine Verschiebung nach links erfahren, so geht gleichzeitig eine weitere Verschiebung der Dorsalregion des Körpers nach rechts vor sich, dabei aber gleichfalls mit vorwiegender Ausbildung des linken Antimers unter Verdrängung des rechten. Die Dorsalregion des linken Antimers bildet die Anlage des aboralen (apikalen) Teiles des Echinoderms (Fig. 5, 1—5); diese nimmt eine Lagerung parallel zum oralen Organkomplex ein und zeigt zu dieser Zeit die Form eines Hufeisens, dessen nach rechts offener Bogen von links nach rechts verläuft. Seine fünfstrahlige Entwicklung ist in den Figuren 5—10 durch eine angedeutete Skelettplatte bezeichnet. Die stärkere Ausbildung der linksseitigen Körperteile auf Kosten der rechten geht von der Verschiebung des Mundes und der asymmetrischen Entwicklung des Tentakelapparates aus, dessen weitere Ausbreitung seiner linksseitigen Gruppe eine Drehbewegung von links nach rechts bewirkt. Die Folge davon ist die Verlagerung der Afteröffnung (*a*) an die rechte Seite, später sogar dorsal, wobei der Darm eine bogenförmige Krümmung nach rechts erfährt. Die Somatocoelsäcke gelangen nun in eine parallele Lage zum Hydrocoel und nehmen gleichfalls Hufeisenform an; und zwar liegt jetzt der linke Somatocoelsack (*so*) oral, der rechte (so_1) aboral. Das ursprünglich in der Längsrichtung des Körpers verlaufende Mesenterium erfährt damit die gleiche Lageänderung. Zwischen beiden Somatocoelsäcken verläuft der inzwischen schlauchförmig entwickelte Darm. Die beiden Enden der hufeisenförmigen Somatocoelsäcke stoßen in dem vorderen Interradius nahe aneinander und bilden ein senkrechtes Mesenterium, in welchem die Verbindung des Axocoels mit dem Steinkanal sowie der Steinkanal (*st*) und das vom Somatocoel aus entstehende Axialorgan (Anlage der Genitaldrüse) eingelagert sind.

Die nun folgenden Veränderungen sind in einem Stadium zusammengefaßt, das Fig. 7 und 8 auf nächster Seite zeigen. Der Mund und Tentakelapparat sind noch weiter gegen das freie Körperende hinaufgerückt und der Stiel erscheint schärfer abgesetzt. Im Tentakelapparat ist die rechte Gruppe vollständig geschwunden und mit ihr das rechte Hydrocoel und Axocoel, von denen allerdings zuweilen geringe Reste sich bei Echinodermen erhalten sollen. Das linke Hydrocoel (*hy*) und die linke Tentakelgruppe sind fast kreisförmig um den Mund entwickelt, doch, nach den Verhältnissen der Ontogenie bei rezenten Formen zu schließen, der Ring nicht vollständig geschlossen. Diese Unterbrechung entspricht der Verbindung mit dem Stiele, bei dem ausgebildeten Echinoderm dem vorderen Interradius. Vom aboralen Coelomsack

aus entwickelt sich bei *Crinoideen* das gekammerte Organ (vgl. Fig. 9 *k*).

Bei den *Pelmatozoen* — und das gleiche ist wohl in der Phylogenese ursprünglich auch bei den *Eleutherozoen* der Fall gewesen — besitzen der Mund und Armapparat eine terminale Lage an dem freien Körperende, der Anheftungsstelle gegenüber. Diese Lage ist meiner Ansicht nach durch eine Drehung quer zur Längsachse des Körpers (Fig. 7 *z*) von der linken Seite her erfolgt. Der Mund liegt in diesem Stadium (Fig. 9, 10) noch nach

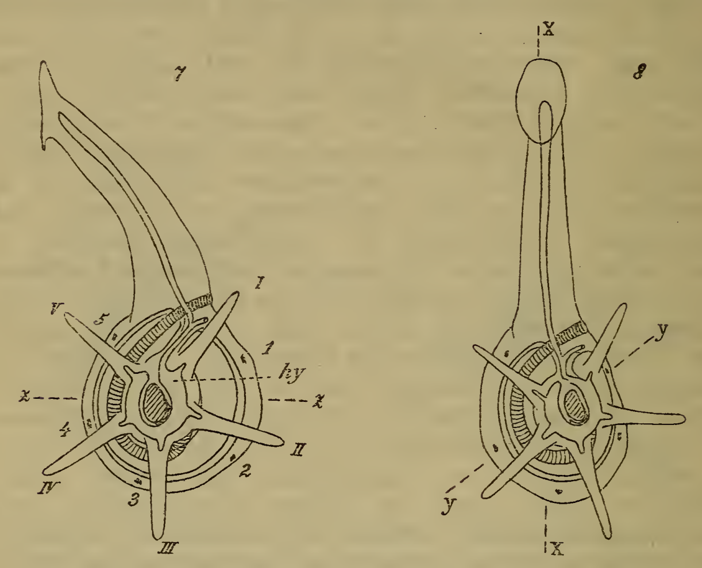


Fig. 7. Drittes hypothetisches phylogenetisches Entwicklungsstadium. Rechte Tentakelgruppe geschwunden. Hydrocoelring noch nicht geschlossen. Ansicht von der linken Seite.

Fig. 8. Dasselbe in Ventralansicht.

In beiden Figuren ist die fünfstrahlige Anlage des apikalen (antiambulakralen) Organkomplexes durch eine angedeutete Skelettplatte bezeichnet.

dieser Drehung zunächst nach links verschoben, wie es die *Antedon*-Larve in diesem Stadium zeigt, und nimmt erst allmählich die Mitte des kelchförmigen Körpers ein, um welche der nunmehr geschlossene Ring des linken Hydrocoels und des Tentakelapparates in radiärer Anordnung liegt. Damit wird eine gewisse Symmetrisation des Körpers zur ursprünglichen Medianebene der bilateralen Stammform erreicht, aber nach dieser hier gegebenen Darstellung in etwas anderer Weise, als dies Heider darlegt.

Dieser Vorgang, den Heider als Elevation bezeichnet hat, ist charakteristisch für die *Pelmatozoa*. Da diese zweifellos den älteren Typus der Echinodermen repräsentieren, ist er als phyleti-

scher anzusehen. Erst durch diesen Vorgang konnte der radiärsymmetrische Bau des Echinodermenkörpers zur vollen Ausbildung kommen. Damit erlangt zugleich der Stiel, der aus dem Vorderabschnitte des Larvenkörpers hervorgegangen zwischen ambulakralen (oralen) und antiambulakralen (apikalen) Anlagen des sich entwickelnden radiärsymmetrischen Echinodermenkörpers entspringt, sekundär die apikale Insertion.

Bei den *Eleutherozoa* fehlt in der Ontogenie dieser als Elevation bezeichnete Vorgang. Zum Vergleich kann nur die Entwicklung

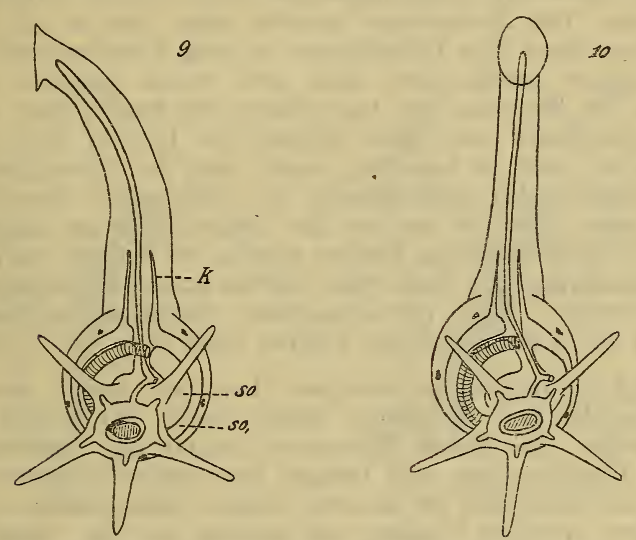


Fig. 9. Viertes hypothetisches phylogenetisches Entwicklungsstadium mit nach dem freien Ende in Drehung begriffener Kelchanlage. Der Hydrocoelring und Tentakelkranz geschlossen. Ansicht von der linken Seite.

Fig. 10. Dasselbe in Ventralansicht.

Die fünfstrahlige Anlage des apikalen (antiambulakralen) Organkomplexes durch eine angedeutete Skelettplatte bezeichnet.

der Asteriden herangezogen werden, weil bei diesen in manchen Fällen wie bei den so gut untersuchten *Asterina gibbosa* und *Asterias rubens* die Larve während der ganzen Zeit ihrer Metamorphose mit nach abwärts gerichtetem Munde durch einen stielförmigen Fortsatz (bei *Asterias rubens* mittels eines zwischen den Brachiolariaarmen gelegenen Haftnapfes) befestigt ist, von dem sich bei *Asterias rubens* der Stern schließlich durch einen in der Nähe des Sternes eintretenden Bruch abtrennt (Gemmill *9 b*, p. 253). Dieser Fortsatz ist dem Körperabschnitte, der bei *Antedon* zum Stiele wird, homolog und die Lage des sich entwickelnden Seesterns zu diesem Fortsatze entspricht der Lage des *Antedon*-Kelches zum Stiele vor der Elevation.

Verglichen mit den Vorgängen bei der *Antedon*-Entwicklung bleibt die Lage der Asteridenanlage bei der Metamorphose auf einem früheren Stadium stehen (vgl. Fig. 8) und die Entwicklung erweist sich somit als abgekürzt, da auch die *Eleutherozoa* von einer festsitzenden Stammform abzuleiten sind. Bei *Asterina* und *Asterias* behält der zur Festheftung dienende Fortsatz seine ursprüngliche Lage zwischen dem ambulakralen (oralen) und antiambulakralen (apikalen) Anlagenteil des Sternes bei und es erfolgt der ringförmige Schluß der Sternanlage unter gleichzeitiger Rückbildung (*Asterina*), beziehungsweise unter Verlust (*Asterias*) des Fortsatzes. Die Sternanlage bewahrt auch, wie es gut *Asterina* zeigt, so lange eine Orientierung an dem Stiele möglich ist, die ursprüngliche schräg nach links und ventral geneigte Lage zu diesem. Die Elevation fällt hier zufolge der Rückbildung des Festheftungsfortsatzes aus. Eine Flexion, die Heider hier annimmt, scheint mir nicht zu bestehen, wenn auch die Winkelstellung des sich rückbildenden Stielfortsatzes zur Sternanlage eine Änderung zeigen kann, die ich nur mit der Degeneration des ganzen Fortsatzes in Zusammenhang bringen möchte. So scheint auch Becher die Veränderung der Lage des Sternes zum Befestigungsfortsatz zu beurteilen. Eine phylogenetische Bedeutung schreibt auch Heider der Erscheinung der Flexion nicht zu.

Daß die *Bipinnaria asterigera* (Larve von *Luidia sarsi*) unter den Asteriden eine Ausnahme bildet, darauf hat bereits Heider hingewiesen. Bei dieser *Bipinnaria* besitzt die Sternanlage die gleiche Lagebeziehung zum übrigen hier ungemein großen Vorderkörper der Larve wie bei *Antedon*. Dieses Lageverhältnis ist gegenüber dem primären Vorgang bei *Antedon* als ein sekundär entstandenes und als weitere Abkürzung der Asteriden-Entwicklung anzusehen, indem vor Rückbildung des mächtigen vorderen Larvenkörpers eine Einschnürung und Trennung (Amputation) von der Sternanlage, die abfällt, erfolgt und damit der ringförmige Schluß der Anlagen möglich ist. Von Interesse scheint mir dabei, daß die dadurch gegen das Hinterende des Larvenkörpers gerückte und gewendete Sternanlage mit ihrer Oralseite gleichfalls nach links hin gekehrt bleibt, was sich für die von mir früher ausgesprochene Ansicht verwerten läßt, daß bei den Pelmatozoen in der Phylogenese die terminale Verschiebung des Mundes von der linken Seite her erfolgt ist.

Am schwierigsten sind die Verhältnisse bei Holothurien zu verstehen, da hier ein fixer Punkt nicht augenfällig ist, an dem die asymmetrische Lage des ausgebildeten Tieres im Vergleiche zur Larvenform sogleich erkennbar wäre. Daß aber auch hier die gleichen Verschiebungen erfolgen und die Lage des ausgebildeten Tieres zum Larvenkörper gleichfalls eine schräge ist, hat zuerst Ludwig durch seine ausgezeichneten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der *Cucumaria planci* gezeigt, indem er

konstatierte, daß, wie er bereits früher für *Asterina gibbosa* nachgewiesen hat, die Symmetrieebene des jungen Tieres von derjenigen der Larve vorn nach links und hinten nach rechts abweicht, auch die Längsachse der jungen *Cucumaria* nicht mit jener der Larve identisch ist, sondern im vorderen Körperteile ventralwärts, im hinteren Körperteile dorsalwärts von der Längsachse der Larve abweicht (vgl. Fig. 8 und Fig. 11, 12 *x*, *y*).

Gleiches läßt sich aus der so oft untersuchten Entwicklung von *Synapta digitata* aufzeigen. Die Larve ist die sogenannte

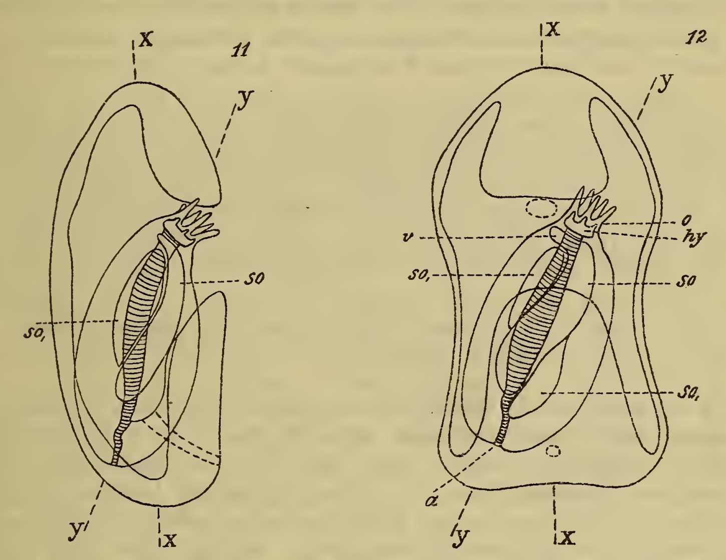


Fig. 11. *Auricularia*-Larve von *Synapta*, schematisiert, mit eingezeichnetem Puppenstadium, von rechts gesehen. Der Verlauf des Enddarmes der *Auricularia* durch eine punktierte Linie bezeichnet.

Fig. 12. Dieselbe in Ventralansicht. Die Lage des Mundes und der Afteröffnung der *Auricularia* durch punktierte Linien angegeben.

Auricularia, welche durch einen relativ langen Mund- und Afterschild ausgezeichnet ist.

Der Übergang der *Auricularia* in den folgenden sogenannten tönnchenförmigen Puppenzustand ist mit einer wesentlichen Verkleinerung des ziemlich großen Larvenkörpers verbunden, so daß das Puppenstadium etwa nur die halbe Länge der *Auricularia*-Larve besitzt. Es ist ein Verdienst von Semon, auf die Verkleinerung des Körpers in der Entwicklung von *Synapta* hingewiesen zu haben. Bei dieser Verkleinerung des Körpers gelangt der ventral gelegene Mund an das Vorderende des Körpers, indem der ganze präorale Vorderkörper der *Auricularia* zusammenschrumpft. Bury hat aber weiter gezeigt, daß die Mundöffnung

nicht in der ursprünglichen Medianebene der Larve verbleibt, sondern eine wenngleich geringe Verschiebung nach links erfährt. Nimmt man hinzu, daß der bei der *Auricularia* ventral gelagerte After bei der Umwandlung in die Puppe nach hinten dem Munde gegenüber zu liegen kommt, so zeigt sich, daß die *Synapta*-Puppe im Vergleiche zur *Auricularia* eine schräge, vorn nach links ventral, hinten nach rechts und dorsal gerichtete Lage besitzt, was ich durch zwei schematische Figuren (Fig. 11, 12 vorherige Seite) anschaulich zu machen versuche. Fig. 5 in Bury's Abhandlung zeigt sehr deutlich die schräge Lage des inneren Organkomplexes zum übrigen Larvenkörper. Der Darm macht bei den Holothurien eine (bei *Synapta* sich lösende) doppelte Schlinge, zugleich einer Drehung in der Richtung des Uhrzeigers folgend. Auch die Coelomsäcke weisen eine Drehung in gleicher Richtung auf, wie Ludwig für *Cucumaria planci* gezeigt hat. Diese Drehung wird ersichtlich, abgesehen vom linken Hydrocoel, durch die Lagerung der Somatocoelsäcke im hinteren Körperabschnitte: »Das rechte Enterocoel umgreift nämlich mit seinem hinteren Abschnitte die linke Flanke des Darmes und rückt schließlich mit seinem allerhintersten Teile auf die Bauchseite des Darmes. Dementsprechend schiebt sich das linke Enterocoel mit seinem hinteren Abschnitte an die Bauchseite und mit seinem hintersten Bezirke an die rechte Flanke des Darmes« (Ludwig *22*, 2. Mitteilung, p. 10).

Daß auch bei Holothurien ein Zug zur hufeisenförmigen Entwicklung der Somatocoelsäcke und zu einer zum Hydrocoelring parallelen Lagerung besteht, geht aus Bury's eingehender Untersuchung der Metamorphose von *Synapta* hervor. Erstens zeigt sich (vgl. Fig. 11, 12) dies in der Bildung eines ventralen hornförmigen Fortsatzes (*v*) vom linken Somatocoel, der um den Darm herum nach rechts und dorsal bis zum Steinkanal vorwächst, hier mit dem Hauptteil des linken Somatocoelsackes zusammenkommt und mit ihm wie bei den übrigen *Eleutherozoa* das Mesenterium bildet, in dem der Steinkanal eingelagert erscheint. An dieses zwischen zwei Teilen des linken Somatocoelsackes gebildete Mesenterium schließt sich das Dorsalmesenterium zwischen rechten und linken Somatocoelsack an. Zweitens erweist sich dies aus der Drehung der Somatocoelsäcke, wobei nach Bury's Angabe der rechte Somatocoelsack (so_I) mit seinem Hinterende etwas weiter nach hinten reicht als der linke; der linke Somatocoelsack (*so*) erscheint, anders ausgedrückt, mit seinem Hinterende der Oralseite des Körpers näher.

Die Rückbildung des präoralen Körperabschnittes der Holothurienlarve, die auch bei *Cucumaria* festgestellt ist, entspricht der Rückbildung des Haftfortsatzes von *Asterina*. Was die hauptsächlich im hinteren Körperabschnitte ersichtliche Drehung der Somatocoelsäcke betrifft, so ist sie aus der Längsentwicklung des Holothurienkörpers in der Richtung der Oral-Aboralachse zu verstehen. Ich

vermag mich daher der Auffassung Bather's betreffend die Ableitung der baulichen Verhältnisse der Holothurien nicht anzuschließen. Es hat keine Verschiebung des Mundes, des Hydrocoels und der benachbarten Organe nach vorn gegen die präorale Region der Larve stattgefunden, sondern die präorale Körperregion ist auch hier vollständig rückgebildet und die Körperform der Holothurien auf eine folgende Verlängerung und Streckung des Körpers in aboraler Richtung zurückzuführen.

Die eigentümliche schräg nach links gerichtete Lage des Echinodermenkörpers mit Bezug auf die Hauptachse der Larve ist aus der asymmetrischen Anlage des Echinoderms zu verstehen.

In der Lage der oralen (ambulakralen) und aboralen (antiambulakralen) Anlagen des Echinodermenkörpers an der Larve besteht bei Seesternen und Ophiuren anfänglich eine auffallende Ungleichheit. Die aboralen (antiambulakralen) Anlagen bilden einen viel steileren Bogen als die oralen (ambulakralen) und erst allmählich tritt eine Parallellagerung der aboralen Anlagen zu den oralen ein.

Diese auffallende Ungleichheit in der Lage der beiden Anlagenkomplexe möchte ich auf eine phyletische doppelte Asymmetrie zurückführen. Die linksseitige Verschiebung des Mundes und des Tentakelapparates und die auf Kosten der rechtsseitigen Organe sich ausbildende überwiegende Entwicklung der linksseitigen Organe hat nicht bloß eine Asymmetrie zwischen rechter und linker Körperhälfte, sondern zugleich eine Verschiebung der Dorsalteile zur Folge, wodurch auch eine Asymmetrie zwischen Bauch- und Rückenseite verursacht wird. Diese doppelte Asymmetrie kommt in der Entwicklung von Asteriden und Ophiuriden zum Vorschein, und zwar infolge der Vorverlegung der ontogenetischen Entwicklungsvorgänge gegenüber dem phylogenetischen Vorgang, indem die Anlagen früher erscheinen als die Dorsoventralverschiebung eintritt.

Auf diese Verschiebung der Ventralteile der Larve nach links, seiner Dorsalteile nach rechts ist vielleicht auch die von Ludwig für *Asterina* angegebene in entgegengesetzter Richtung erfolgende Drehung des oralen (ambulakralen) und aboralen (antiambulakralen) Anlagenkomplexes zurückzuführen. Während nämlich die oralen (ambulakralen) Anlagen bei Betrachtung der Seesternanlage von der Oralseite aus entgegen dem Sinne des Uhrzeigers um die Hauptachse des Echinodermenkörpers sich drehen, dreht sich der aborale (antiambulakrale) Anlagenkomplex im Sinne des Uhrzeigers nach rechts, so daß der Schluß des oralen und aboralen Anlagenbogens in verschiedene (angrenzende) Interradien fällt.

Es ist noch auf die Frage zurückzukommen, ob für die Stammform der Echinodermen jederseits fünf Tentakel angenommen

werden können in Hinblick auf die paläontologischen Funde. Haeckel, Bather und Heider nehmen auf *Rhabdopleura* verweisend mit Rücksicht auf gewisse zwei- und dreiarmige Cystoideen zwei Arme für die Ausgangsform an, zu welchen später ein nach hinten gerichteter dritter Arm hinzukam, die auch für die rezenten Echinodermen normale Fünfzahl nach Bather dadurch erreicht wurde, daß der rechte und linke Arm durch Spaltung sich verdoppelten. Würden tatsächlich die Cystoideen mit zwei Armen den ältesten Echinodermentypus repräsentieren, so müßten für ihre Ausgangsform vier Arme (jederseits zwei) angenommen werden, wenn für diese Formen die gleiche asymmetrische Anlage gilt, wie sie für die Entwicklung des Körpers der rezenten Echinodermen bekannt ist.

In den bilateralsymmetrischen Cystoideen handelt es sich aber, was auch der Ansicht von Bather und Jaekel entspricht, um sekundär entwickelte Formen. Im übrigen zeigt sich bei den alten Cystoideenformen ein starkes Schwanken in der Zahl der Arme. Alle diese Formen gehören wohl nicht in die gerade Stammreihe der heutigen Echinodermen, sondern sind abgezweigte Typen. Es gibt aber bereits im Kambrium pentamere Formen, wie *Macrocystella*, *Eocystis*; ebenso sind die zu den ältesten Echinodermen gehörigen schon im unteren Kambrium beginnenden Edrioasteroideen durchwegs pentamer gebaut.

Aus diesen Tatsachen ist der Schluß gestattet, daß die Pentamerie wahrscheinlich schon ursprünglich aufgetreten ist, somit für die hypothetische bilaterale Ausgangsform zehn Hydrocoeltentakel (jederseits fünf) angenommen werden können.

Meint man aber, daß die fünf Hydrocoeltentakel der Echinodermen jederseits aus jederseits ursprünglich einem Tentakel hervorgegangen sind, so ist eine solche Vorstellung durchaus möglich. Auch im Tentakelapparate festsitzender Bilaterien erfolgt eine Vermehrung der Tentakel in bestimmter serialer Folge. Dies trifft in gleicher Weise für *Cephalodiscus* zu, wie Ridewood gezeigt hat. Das vorderste, erste Armpaar entsteht neben der Mittellinie des Körpers, die späteren folgen in einer Reihe stets im Anschlusse an das früher entwickelte Armpaar. Gilt diese seriale Vermehrung der Tentakel auch für die Stammform der pentameren Echinodermen, dann ist sie, wie für die linke, ebenso für die rechte Tentakelgruppe anzunehmen. Wie anders ließe sich sonst das in einzelnen schon früher angeführten Fällen beobachtete Auftreten von fünf Hydrocoelausstülpungen am rechten Hydrocoel gleich dem linken erklären? In Bather's Annahme betreffend die Art der Vermehrung der Arme scheint mir diese Tatsache keine Erklärung zu finden.

Gemäß dem serialen Anwachsen der Tentakelzahl bei Bilaterien erscheint mir daher die Vermehrung der Arme bei den Echinodermen nach der Annahme von Bather nicht wahrscheinlich, falls

die Entwicklung der paläozoischen Echinodermen durch asymmetrische Anlage wie bei den rezenten Formen erfolgt ist, was ja der allgemeinen Annahme entspricht.

Nachdem die Fünfzahl der Echinodermenradien, hervorgegangen aus der linksseitigen Gruppe von fünf Hydrocoeltentakeln, fixiert war, hat sich bei einigen Seesternen eine größere Zahl von Radien (Ambulakren) entwickelt, so bei *Solaster*, *Crossaster*, *Acanthaster*, *Heliaster*, *Brisinga*, *Labidiaster* und anderen. Meines Wissens ist die Ontogenie dieser mehrstrahligen Asteroideen bisher nur bei *Solaster endeca* und *Crossaster papposus* untersucht. Es entsteht die Frage, wie diese mehrstrahligen Formen aus den normal fünfstrahligen hervorgegangen sind. Es kommt zuweilen vor, daß einzelne Individuen eines sonst typisch fünfstrahligen Asteroideen nur vier Strahlen ausbilden, auch gelegentlich ein sechster Strahl gebildet wird. Bei den früher genannten mehrstrahligen Seesternen ist eine Vermehrung der Strahlen erblich geworden, wenngleich die Zahl der Strahlen auch innerhalb der Spezies etwas schwankt.

Die Vermehrung der Strahlen erfolgt, wie zu erwarten war und wie Gemmill (7) für den 8—9strahligen *Solaster endeca* und den 10—13strahligen *Crossaster papposus* angab, vom ventralen Hydrocoelringarm aus. Während die ersten fünf Ambulakren ziemlich gleichzeitig entstehen, folgen die übrigen in immer längeren Zeitintervallen einer nach dem anderen. Nach späteren Untersuchungen von Gemmill (*8*, vgl. Fig. 11) entstehen auch vom dorsalen Hydrocoelringarme neue Armanlagen, wenngleich in geringerer Zahl, so bei *Solaster endeca* nur eine von den drei bis vier, bei *Crossaster papposus* zwei bis drei von den sechs bis acht über die sonst bei Asteroideen normale Fünfzahl auftretenden Ambulakren. Immer werden diese Anlagen in serialer Folge gebildet. Bather denkt auch an eine Vervielfältigung der Strahlen durch Interkalation. Derartige Vermehrungen der Strahlen kommen bei leicht regenerierenden Seesternen, z. B. *Asterias tenuispina*, vor, bei denen an Stelle eines Strahles auch mehr Strahlen zwischen den bestehenden sich entwickeln können. Dabei handelt es sich aber um eine Überproduktion, die bei Regeneration auch in anderen Fällen beobachtet wird.

Daß der radiärsymmetrische Bau der Echinodermen durch festsitzende Lebensweise ihrer bilateralen Stammformen erworben wurde und die vom Tentakelapparat ausgehende Fünfstrahligkeit den ganzen Bau des Körpers beeinflußt hat, kann als gesichert betrachtet werden. Dabei ist die asymmetrische Anlage des Echinodermenkörpers auch bei der ausgebildeten Form erhalten und wie Ludwig (*21*, p. 173) hervorhob, »ein charakteristischer Grundzug des ganzen Baues. Die Asymmetrie ist aber darum keine regellose, sondern sie ist ebenso bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfen wie die Symmetrie im Aufbau anderer Tiere.«

Unter den *Pelmatozoen* repräsentieren die noch in der rezenten Tierwelt durch eine Anzahl von gestielten und ungestielten Formen vertretenen Crinoideen einen spezifisch ausgebildeten, durch mächtige Tentakelbildung ausgezeichneten Typus, von dem die *Eleutherozoa* nicht ableitbar sind. Diese sind vielmehr, wie bereits Bather aussprach, auf die früher bei den Cystoideen eingeordneten, von Bather und Jaekel aber von ihnen im System schärfer geschiedenen paläozoischen *Edrioasteroidea* (Jaekel's *Thecoidea*) zurückzuführen. Auch nach Jaekel's Ansicht (*18*, p. 32) nähern sich die *Thecoidea* in allen Organisationsverhältnissen den *Eleutherozoa* am meisten. Aus dieser Zurückführung ergibt sich für die Ableitung der sternförmigen Eleutherozoen ein weiterer Beweis dafür, daß die Arme der Asteroideen und Ophiuroideen gegenüber den Armen der Crinoideen Bildungen verschiedener Art sind. Letztere sind weiterentwickelte von der Scheibe sich erhebende Tentakelbildungen, die Arme der Asteroideen und Ophiuroideen dagegen verlängerte Teile der Körperscheibe, wenngleich beide Bildungen auf einer fortgesetzten Weiterentwicklung der primären fünf Hydrocoeltentakel beruhen. Die in mancher Beziehung primitive Charaktere aufweisenden Holothuroideen sind mit den übrigen *Eleutherozoa* gemeinsamen Ursprungs.

Der vom Tentakelapparat ausgehende sekundär-radiärsymmetrische Bau der Echinodermen greift, wie bereits erwähnt, auf die gesamte Organisation über. Eine hierhergehörige Erscheinung ist die dem radiärsymmetrischen Bau entsprechende Vervielfältigung des ursprünglich in einfacher Zahl (in einen bestimmten Interradius) vorhandenen Steinkanales und Axocoelporus (Kelchporus) bei den Crinoideen. Bei *Rhizocrinus* sind fünf (in jedem Interradius einer) Steinkanäle und Kelchporen, bei anderen Crinoideen eine weiter vermehrte Zahl von Steinkanälen und Kelchporen zu finden.

Die Vervielfältigung der Organe im Umkreise der Hauptachse des Körpers wurde als Cyclomerie bezeichnet.

Auch bei primär radiärsymmetrischen Tieren, wie Cnidarien, tritt eine Vermehrung der Organe dem Radiärtypus entsprechend ein. Diese Cyclomerie beruht auf der Einschaltung (Interkalation) der neuen Anlagen zwischen den alten. Sie wäre als primäre zu unterscheiden von jener der Echinodermen, die als sekundäre Cyclomerie zu bezeichnen ist; hier geht die radiärsymmetrische Vermehrung von einer ursprünglich einfachen Anlage als spätere Anpassung an den erworbenen Radiärtypus aus.

Buchstabenerklärung

für die Textfiguren.

a	After.
ax	linker Axocoelteil (in Fig. 1 der unpaare Coelomsack der Kopfscheibe).
ax'	rechter Axocoelteil.
f	Befestigungsstiel von *Cephalodiscus*.
hy	linkes Hydrocoel.
hy_1	rechtes Hydrocoel.
k	Anlage des gekammerten Organs.
m	drüsige Vorderfläche der Kopfscheibe, beziehungsweise Festheftungsgrube.
o	Mund.
p	Hydroporus.
so	linkes Somatocoel.
so'	rechtes Somatocoel.
t	Hydrocoeltentakel.
v	vorderer hornförmiger Fortsatz des linken Somatocoels.
x	Längsachse der bilateralen Ausgangsform, beziehungsweise Larve.
y	Hauptachse des Echinodermenkörpers.
z	Transversalachse.
I—V	Die fünf primären Hydrocoeltentakel, beziehungsweise Ambulakralanlagen.
1—5	Die fünf apikalen (aboralen oder antiambulakralen) Anlagen des Echinodermenkörpers.

Literaturverzeichnis.

1. Bather, F. A., Gregory, J. W., u. Goodrich, E. S., *Echinoderma*. In Treatise on Zoology edited by E. Ray Lankester. P. III, London 1900.
2. Becher, S., Artikel »Stachelhäuter« im Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. IX, 1913, p. 392—394.
3. Boas, J. E. V., Zur Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere. I. Kopenhagen. 1917.
4. Braem, F., Pterobranchier und Bryozoen. Zool. Anzeiger. 1911, Bd. XXXVIII, p. 547.
5. Bütschli, O., Versuch einer Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII, Suppl. 1892.
6. Bury, H., The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. microsc. science. 1896, Vol. XXXVIII, p. 88 u. ff.
7. Gemmill, J. F., The Development of the Starfish *Solaster endeca* (Forbes). Transact. Zoolog. Soc. London 1912, Vol. XX.
8. — Notes on the Development of the Starfishes *Asterias glacialis* O. F. M.; *Cribrella oculata* (Linck) Forbes; *Solaster endeca* (Retzius) Forbes; *Stichaster roseus* (O. F. M.) Sars. Proceed. Zoolog. Soc. London 1916, p. 560.
9. — Double Hydrocoele in the Development and Metamorphosis of the Larva of *Asterias rubens* L. Quart. Journ. microsc. science. 1915, Vol. LXI.

9*a*. Gemmill, J. F., The Larva of the Starfish *Porania pulvillus* (O. F. M.). Ebenda. p. 43.

9*b*. — The Development and Certain Points in the Adult Structure of the Starfish *Asterias rubens* L. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London 1914.

10. Grave, C., On the Occurence among Echinoderms of Larvae with Cilia arranged in transverse Rings, with a Suggestion as to their significance. Biol. Bull. 1903, Vol. V, p. 176.

11. Haeckel, E., Die Amphorideen und Cystideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen. Festschr. z. 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896, Bd. I.

12. — Systematische Phylogenie. Teil II. Berlin 1896, p. 355—358.

13. Hatschek, B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arbeit. d. Zool. Inst. zu Wien. 1878, Bd. I, p. 98.

14. Heider, K., Über Organverlagerungen bei der Echinodermen-Metamorphose. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1912, p. 239.

15. — Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen. Kultur der Gegenwart. Teil III, Abtlg. IV, 2. 1913, p. 317 u. ff.

16. — Phylogenie der Wirbellosen. Kultur d. Gegenwart. Teil III, Abtlg. IV, 4. 1914, p. 516—523.

17. Jaekel, O., Über die Organisation der Cystoideen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1895, p. 109.

18. — Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Berlin 1899, Bd. I.

19. — Phylogenie und System der Pelmatozoen. Paläontol. Zeitschr. 1918, Bd. III.

20. Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1894, p. 1139—1147.

21. Ludwig, H., Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882, Bd. XXXVII.

22. — Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1891. (Zwei Mitteilungen.)

23. Mac Bride, E. W., The Development of *Asterina gibbosa*. Quart. Journ. microsc. science. 1896, Vol. XXXVIII, p. 391 u. ff.

23*a*. — The Development of *Ophiothrix fragilis*. Quart. Journ. microsc. science. 1907, Vol. LI, p. 578.

23*b*. — Two Abnormal Plutei of Echinus, and the light which they throw on the Factors in the normal development of Echinus. Quart. Journ. microsc. science. 1912, Vol. LVII.

24. Masterman, A. T., The Early Development of *Cribrella oculata* (Forbes) with Remarks on Echinoderm Development. Transact. of the Royal Soc. Edinburgh. 1901, Vol. XL, p. 402 u. ff.

25. Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. imp. d. scienc. St. Pétersbourg. 1869, p. 61—62.

25*a*. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874, Bd. XXIV, p. 75.

25*b*. — Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. III. Zur Kenntnis der Wassergefäßanlage bei Asteriden und Echinoideen. Zool. Anzeig. VII. 1884, p. 62—65.

26. Meyer, E., Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulakralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. Zool. Jahrb. Abtlg. f. Anat. u. Ontogenie d. Tiere. 1905, Bd. XXI, p. 339.

27. Mortensen, Th., Studies of the Development and Larval forms of Echinoderms. Copenhagen. 1921, p. 239.

28. Müller, Joh., Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abhandl. Akad. Berlin 1848, Taf. I, Fig. 2*d*.
29. Plate, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Teil I. Jena 1922, p. 390.
30. Ridewood, W. G., On the Development of the Plumes in Buds of *Cephalodiscus*. Quart. Journ. microsc. science. 1907, Vol. LI, p. 221.
31. Runnström, J., und Runnström, S., Über die Entwicklung von *Cucumaria frondosa* Gunnerus und *Psolus phantapus* Strussenfelt. Bergens Museums Aarbok 1918—1919. Bergen 1921, p. 73—90.
32. Schepotieff, A., Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. Zool. Jahrb. Abtlg. f. System. 1910, Bd. XXVIII, p. 429.
33. Semon, R., Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, Bd. XXII, p. 112 u. ff. des Sonderabdruckes.
34. — Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Morphol. Jahrb. 1889, Bd. XV, p. 303.

Nachtrag.

Erst nach Drucklegung dieser Abhandlung hat sich die Möglichkeit ergeben, in folgende drei Veröffentlichungen Einsicht zu nehmen, die von Interesse für den Inhalt vorliegender Abhandlung zur Ergänzung hier angeführt sein mögen.

zu p. 11. Hiroshi Ohshima. The Occurence of Situs inversus among artificially-reared Echinoid Larvae (Quart. Journ. microsc. science, vol. 66, 1922, p. 105). Ohshima fand, daß mehr als 10% der Larven von *Echinus miliaris* unter künstlicher Aufzucht Situs inversus aufweisen, indem sie im inneren und äußeren Bau das Spiegelbild der normalen Larven zeigen. Die jungen Seeigel, die sich aus solchen inversen Larven entwickeln, besitzen äußerlich kein abnormales Aussehen. Ohshima gibt ferner eine Zusammenstellung der Fälle von beiderseitiger Entwicklung der Hydrocoel- und Echinidenanlage sowie von anderen Abnormitäten.

zu p. 19. Hiroshi Ohshima, On the Development of Cucumaria echinata v. Marenzeller (Quart. Journ. microsc. science, vol. 65, 1921). Fig. 23 dieser Abhandlung zeigt sehr schön die eigentümliche gedrehte Lage der Coelomsäcke und die Linksverschiebung des Mundes.

zu p. 23. J. F. Gemmill, The Development of the Starfish Crossaster papposus, Müller and Troschel (Quart. Journ. microsc. science, vol. 64, 1920, p. 161 u. 164). Diese Abhandlung enthält weitere Angaben über die Reihenfolge der Entstehung der Hydrocoelausstülpungen aus dem Ringkanal bei *Crossaster papposus*. Danach entstehen die ersten Ausstülpungen (I—VII) vom ventralen

Hydrocoelringabschnitte, dann erscheint die Anlage XII am dorsalen Hydrocoelabschnitte rechts von Lobus I, sodann Lobus VIII links anschließend an Lobus VII und Lobus XI rechts anschließend an XII; darauf Lobus IX anschließend an Lobus VIII und Lobus X in dem schmalen Zwischenraum zwischen IX und XI (nach Fig. 8 zu schließen aus dem dorsalen Hydrocoelringabschnitte). Bei *Solaster* ist der sich entwickelnde Stern durch einen Stiel festgeheftet, der sich in der Folge von der Unterlage ablöst und resorbiert wird (p. 162). Ein solcher Festheftungsstiel findet sich auch bei *Crossaster*.
